ARTICULATA 1996 11(1): 1 - 10 ÖKOLOGIE

Genflußschätzungen und deren Aussagekraft, dargestellt am Beispiel der Westlichen Beißschrecke *Platycleis albopunctata* (GOEZE, 1778)

Dirk Schmeller, Michael Veith und Alfred Seitz

Abstract

Indirect estimates of gene flow from genetic data may substantially contribute to future analyses of population viability. However, depending on the model used, different assumptions have to be considered when interpreting the resulting estimates.

We exemplify three indirect estimates of gene flow using a case study on allozyme divergence of the bush cricket *Platycleis albopunctata* in different landscapes. The estimation of $N_e m$ from WRIGHT's (1951) F_{ST} and the graphical approach of SLATKIN (1981) produce comparable gene flow estimates. In contrast, NEI's (1972) approach, which estimates the migration rate *m* from average genetic identities, produces values of $N_e m$ that are more than one order of magnitude lower than the previous ones.

Zusammenfassung

Indirekte Methoden der Genflußschätzung, z.B. über die räumliche Verteilung alleler Varianten von Enzymgenorten, könnten in der Zukunft von grundlegender Bedeutung für die Abschätzung der Persistenz genetischer Variation in fragmentierten Landschaften sein. Sie basieren jedoch auf zahlreichen Annahmen, die bei der Interpretation der Ergebnisse berücksichtigt werden müssen.

Am Beispiel einer populationsgenetischen Untersuchung an der Westlichen Beißschrecke *Platycleis albopunctata* werden drei indirekte Genfluß-Schätzverfahren vorgestellt und ihre theoretischen Grundlagen erläutert. Die auf der *F*-Statistik aufbauende Methode nach WRIGHT (1951) und die graphische Methode nach SLATKIN (1981) liefern Schätzungen der durchschnittlichen Anzahl immigrierender Individuen pro Generation und Population ($N_e m$), die in einer vergleichbaren Größenordnung liegen. Erstgenannte Methode überschätzt jedoch den Genfluß systematisch. Mit der Methode nach NEI (1972) wurden wesentlich geringere Genflußraten geschätzt, die auf einen unrealistisch hohen Isolationsgrad der Populationen in beiden Untersuchungsgebieten rückschließen lassen würde.

Einleitung

Das Arten- und Populationssterben in der Bundesrepublik Deutschland hält trotz intensiver Bemühungen zu ihrem Erhalt unvermindert an. Ein ständig steigender Flächenverbrauch und das stets dichter werdende Verkehrsnetz zerteilen die Landschaft in immer kleinere und isoliertere Lebensräume. Um dieser Entwicklung Rechnung zu tragen, orientiert sich der moderne Artenschutz an der in einer

Landschaft ablaufenden Dynamik des Aussterbens und der Neugründung von Populationen (HENLE 1994). Über die Modellierung dieser Prozesse versucht man heute Wahrscheinlichkeitsaussagen zum Überleben von Populationen zu treffen (Populationsgefährdungsanalyse, PVA; siehe GILPIN & SOULÉ 1986, POETHKE et al. 1996). Von elementarer Bedeutung hierfür ist die realistische Abschätzung des Genflusses zwischen den Populationen.

Eine Möglichkeit, Ausbreitungs- und Besiedlungsprozesse zu untersuchen, die dem lokalen Aussterben von Populationen entgegenwirken, ist die Analyse des Genflusses zwischen Populationen. Unter Genfluß versteht man das Einbringen von Genen einer Population in den Genpool einer anderen. Er setzt eine Ortsveränderung von Individuen oder Gameten voraus. Der Begriff Genfluß wird daher häufig, aber fälschlicherweise, synonym mit dem Begriff Migration verwendet. Migration beschreibt nur die gerichtete Ortsveränderung von Individuen. Ihr Reproduktionserfolg bleibt hierbei unberücksichtigt. Die genetisch effektive Migration, gemessen anhand des Genflusses, ist meist geringer als die tatsächlich stattfindende Bewegung zwischen den Populationen. Viele Individuen, die in eine andere Population immigrieren, haben dort aus verschiedenen Gründen keinen Fortpflanzungserfolg und treten deshalb genetisch nicht in Erscheinung.
Im Falle von Tierpopulationen kann der Nachweis von Genfluß demnach nur geführt werden, wenn bewiesen wurde, daß (i) Individuen von einer Population in die andere gewandert und (ii) die eingewanderten Individuen reproduktiv erfolgreich sind. Eine Bestimmung der Stärke des Genflusses ist nur möglich, wenn (iii) alle in eine Population immigrierenden Individuen erfaßt wurden und ihr reproduktiver Erfolg bestimmt wurde. Mit populationsökologischen Methoden ist dies kaum zu bewerkstelligen. Folglich kommt der indirekten Bestimmung des Genflusses große Bedeutung zu.

Aus der räumlichen Verteilung und Häufigkeit alleler Varianten einzelner Genorte lassen sich Genflußmaße schätzen. Im folgenden stellen wir verschiedene dieser Methoden vor und diskutieren anhand eines Fallbeispiels ihre Aussagekraft. Es soll dem Leser dadurch ermöglicht werden, auch ohne vertiefte Kenntnisse der Theorie, die Ergebnisse solcher Analysen - selbstverständlich mit aller Vorsicht - zu interpretieren.

Indirekte Methoden der Genflußschätzung

Es existieren mehrere Methoden der indirekten Genflußschätzung aus genetischen Daten:

1. Schätzung der durchschnittlichen Anzahl der pro Generation und Population immigrierenden und sich erfolgreich reproduzierenden Individuen ($N_e m$, mit N_e= effektive Populationsgröße, und m = Migrationsrate) aus der genetischen Substrukturierung der Population (hierarchische F-Statistik),
2. Schätzung von $N_e m$ aufgrund des graphischen Vergleiches der durchschnittlichen Häufigkeit aller Allele, die in der gleichen Anzahl Populationen vorkommen, mit unter bestimmten Migrationsraten simulierten Allelfrequenzen (SLATKIN 1981),
3. Schätzung von m aus der genetischen Identität von Populationen (NEI 1972),

4. Schätzung von $N_e m$ mittels der durchschnittlichen Häufigkeit privater, d.h. nur in einer einzigen Subpopulation auftretender Allele (SLATKIN 1985) und
5. Schätzung des Genflusses nach der Maximum Likelihood-Methode (BARTON *et al.* 1983).

Die Anwendung der Methode der privaten Allele setzt die Kenntnis der Häufigkeit von mindestens 20 privaten Allelen voraus, um eine mit einem vernünftigen Fehlerbereich behaftete Schätzung zu erhalten (SLATKIN 1985). Die Maximum Likelihood-Methode liefert relativ ungenaue Schätzungen bei einer Anzahl an Genorten <40 (SLATKIN & BARTON 1989). Für die Anwendung beider Methoden ist daher schon die rein technische Voraussetzung nur äußerst selten gegeben, so daß wir uns im folgenden auf die ersten drei genannten Methoden beschränken.

Genflußschätzung aus F_{ST}

Ein indirekter Weg der Genflußschätzung erfolgt über den von WRIGHT (1943) in die Populationsgenetik eingeführten Fixierungsindex F_{ST}. Populationen können in Subpopulationen aufgeteilt sein. Diese Unterteilung kann aufgrund eingeschränkten Genaustauschs zwischen den Populationen einen inzuchtähnlichen Effekt zur Folge haben, der sich anhand eines im Vergleich zu einer panmiktischen Gesamtpopulation vorhandenen Defizites an heterozygoten Individuen nachweisen läßt. WRIGHTs (1943) *F*-Statistik mißt diesen Effekt der Abnahme des Heterozygotenanteils. Hierzu werden die drei Komplexitätsniveaus Individuum (I), Subpopulation (S) und Totalpopulation (T) definiert. F_{IS} , F_{IT} und F_{ST} stellen nach WRIGHT (1951) die relativen Anteile an Heterozygoten einer Hierarchieebene an der erwarteten Heterozygotie der höheren Ebene dar. Für die Genflußschätzung ist nur der F_{ST} -Wert, auch Fixierungsindex genannt, interessant. Nur er wird daher hier ausführlicher beschrieben.

Der Fixierungsindex F_{ST} ist ein Maß für die Effekte der Populationsunterteilung in Subpopulationen. Er quantifiziert die Zunahme des Homozygotiegrades, bezogen auf die Totalpopulation, als Folge der Inzucht in den Subpopulationen. Die WRIGHTsche Formel für F_{ST} lautet:

$$F_{\mathrm{ST}} = \frac{\overline{H_{\mathrm{T}}} - \overline{H_{\mathrm{S}}}}{\overline{H_{\mathrm{T}}}} .$$

$\overline{H_T}$ ist hierbei die erwartete Heterozygotie der Totalpopulation, $\overline{H_S}$ ist die mittlere beobachtete Heterozygotie der Subpopulationen (vgl. auch die Darstellung in HARTL & CLARK 1989).

Eine Abschätzung des F_{ST} -Wertes in Diallelsystemen erlaubt die Formel

$$F_{\mathrm{ST}} = \frac{{\sigma_p}^2}{\overline{p}(1-\overline{p})} ,$$

mit $\overline{p}$ = mittlere Frequenz eines der beiden Allele über alle Populationen und σp^2 = Varianz der mittleren Allelfrequenz (WEIR & COCKERHAM 1984).

F_{ST} wird genortweise berechnet und anschließend über alle Genorte gemittelt. Beträgt $F_{ST} = 0$, befinden sich alle Subpopulationen an diesem Genort im HARDY-WEINBERG-Gleichgewicht und weisen die gleichen Allelfrequenzen auf, sie sind also panmiktisch. Bei $F_{ST} = 1$ sind alle Subpopulationen bezüglich eines Genortes

in einem Allel fixiert und in mindestens einer Subpopulation tritt ein von den übrigen Populationen abweichendes Allel auf.

Der Gebrauch von F_{ST} für die Schätzung des durchschnittlichen Genflusses basiert auf der Annahme, daß der Genfluß konstant ist und nur genetische Drift für den Unterschied zwischen Populationen verantwortlich ist. Als weitere, wesentliche Grundannahme geht man von selektionsneutralen Genorten aus; dies gilt auch für die anderen hier vorgestellten Schätzmethoden. Da jedoch F_{ST} als Mittelwert über die genortweise berechneten F_{ST}-Werte ermittelt wird, kann man anhand der zugrunde liegenden Einzelwerte Genorte mit stark abweichenden Werten erkennen (Selektion, Interpretationsfehler, etc.) und diese bei der Mittelwertberechnung, wie von SLATKIN (1987) empfohlen, gegebenenfalls unberücksichtigt lassen.
Aus dem F_{ST}-Wert können die pro Generation migrierenden Individuen ($N_e m$) abgeschätzt werden. Im Inselmodell gilt nach WRIGHT (1951) für ein Drift-Genfluß-Gleichgewicht zwischen der Migrationsrate und der Verteilung genetischer Variation zwischen den Populationen die Beziehung:

$$F_{ST} = \frac{1}{4N_e m + 1}.$$

Durch Umformung ergibt sich als Genfluß:

$$N_e m = \frac{1}{4}\left(\frac{1}{F_{ST}} - 1\right)$$

Wird F_{ST} anhand der Verteilung genetischer Varianten auf die Populationen ermittelt, so läßt sich hieraus direkt $N_e m$ ableiten. WRIGHT (1978) setzt voraus, daß genetische Drift und Migration im Gleichgewicht stehen, d.h. die durch genetische Drift entstehenden Unterschiede werden durch Genfluß kompensiert. Nimmt der Wert für $N_e m$ einen viel kleineren Wert als 1 an, gelten die untersuchten Populationen nach WRIGHT (1978) als voneinander isoliert.
Im WRIGHTschen Inselmodell stellt genetische Drift die treibende Kraft bei der Differenzierung der Subpopulationen dar. Andere Kräfte, wie z.B. Mutation und Inzucht, treten in den Hintergrund (WRIGHT 1978, SLATKIN & VOELM 1991, WEIR & COCKERHAM 1984, 1993). Diese Annahmen gelten streng genommen jedoch nur für kleine Populationen.
Neben der klassischen Methode nach WRIGHT (1943) gibt es weitere Algorithmen zur Berechnung von F_{ST}. WEIR & COCKERHAM (1984) vergleichen fünf solcher Methoden. Für Genorte mit mehr als zwei Allelen empfehlen sie ihr Maß θ für die Populationsunterteilung, ein aus den unterschiedlichen Komponenten genetischer Varianz (zwischen Populationen, zwischen Individuen einer Population, zwischen den Gameten eines Individuums) berechnetes Analogon zu WRIGHTS F_{ST}.

Graphische Methode

Als zweite Methode soll hier die graphische Methode nach SLATKIN (1981) vorgestellt werden. Sie erlaubt ebenfalls die Abschätzung der durchschnittlichen Anzahl Migranten zwischen Populationen. Hierbei wird eine empirisch ermittelte Häufigkeitsverteilung der mittleren Häufigkeiten aller Allele, die in einem definierten Anteil an Populationen nachgewiesen wurden, mit unter vorgegebenen Gen-

flußraten ermittelten Modellrechnungen graphisch verglichen. Seine Computersimulationen führte SLATKIN (1981) auf der Basis des "infinite allele models" von KIMURA & CROW (1964) durch. Es werden sowohl Mutationen berücksichtigt, die zu neuen Allelen führen, als auch solche, die den Verlust von Allelen nach sich ziehen. SLATKIN (1981) konnte mit seiner Simulation zeigen, daß die mittlere Allelfrequenz sowohl von der Selektionsstärke, als auch von der Mutationsrate relativ unabhängig ist. Sie hängt aber sehr stark vom Genfluß ab. Hieraus folgerte er, daß die mittlere Allelfrequenz für eine grobe Abschätzung des Genflusses in einer untergliederten Population verwendet werden kann.
Bei der graphischen Darstellung werden die durchschnittlichen Allelfrequenzen aller Allele die in 'i' Populationen auftreten, gegen $\frac{i}{d}$ aufgetragen. Dabei ist *d* die Anzahl aller untersuchten Populationen (vgl. Abb. 1).

Schätzung der Migrationsrate m aus der genetischen Identität
NEI (1972) stellte den Genfluß in Beziehung zur genetischen Identität *I*. Diese ist zwischen zwei Populationen an einem einzelnen Genort von NEI definiert als:

$$I_j = \frac{\sum x_i y_i}{\sqrt{\sum x_i^2 \sum y_i^2}}.$$

x_i, y_i sind die Häufigkeiten des i-ten Allels am j-ten Locus in den Populationen x und y. Da für eine sinnvolle Abschätzung der genetischen Differenzierung zwischen zwei Populationen mehrere Loci untersucht werden sollten, werden jeweils die arithmetischen Mittelwerte dieser Summen über alle untersuchten Loci verwendet.
NEI (1972) nimmt an, daß die genetischen Identitäten durch Migration zwischen Populationen erhöht und durch Mutation erniedrigt werden. Die genetische Identität und die zwischen zwei Populationen bestehende gegenseitigen Migrationsraten stehen in folgender Beziehung zueinander (NEI 1972):

$$I = \frac{m_1 + m_2}{m_1 + m_2 + 2\mu}$$

Hierbei sind μ die Mutationsrate und m_1, m_2 die gegenseitigen Migrationsraten zwischen zwei Populationen. Definiert man die mittlere Migrationsrate zwischen zwei Populationen als $m = \frac{m_1 + m_2}{2}$ und setzt für $\mu = 10^{-6}$ pro Allozymgenort und Generation ein (NEI 1972), so erhält man aus obiger Gleichung:

$$m = \frac{I \cdot 2 \cdot 10^{-6}}{1 - I}$$

Für das Modell von NEI müssen die Populationen groß sein, weil nur dann die Mutationsrate *m* den einzigen die genetische Divergenz beeinflussenden Faktor darstellt (Selektion wird vernachlässigt, da NEI von selektionsneutralen Allelen ausgeht). Natürliche Populationsgrößen sind immer kleiner als ∞ folglich tritt auch immer genetische Drift auf, womit die Modellannahmen in der Natur nie ganz erfüllt sind. Aus diesem Grund wird der Genfluß mit der NEIschen Methode stets unterschätzt, da der Einfluß der Mutationsrate überbewertet wird. Für die Berechnung von $N_e m$ muß die Migrationsrate lediglich mit einer unabhängig geschätzten mittleren Populationsgröße multipliziert werden.

Ergebnisse

Im folgenden soll die Anwendung der voranstehend beschriebenen Methoden am Beispiel einer populationsgenetischen Untersuchung an der Westlichen Beißschrecke, *Platycleis albopunctata* (GOEZE, 1778) dargestellt werden. Die Daten wurden an Populationen aus den Landschaftsräumen Haßberge (bei Zell am Main, Bayern), Mittelrheintal (zwischen Bingen und Neuwied, Rheinland-Pfalz) und Hammelburg (an der Fränkischen Saale, Bayern) gewonnen (SCHMELLER 1995).

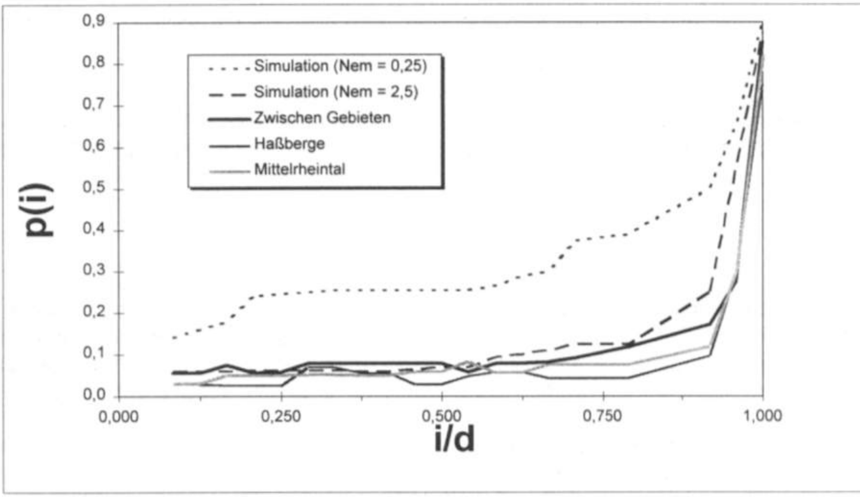


Abb. 1: Schätzung des Genflusses nach der graphischen Methode von SLATKIN (1981). N_e= effektive Populationsgröße, m = Migrationsrate, p(i) = mittlere Häufigkeit aller Allele, die in i Populationen vorkommen, d = Gesamtzahl der untersuchten Populationen (vgl. auch Tab. 1).

F_{ST}-Werte wurden hierbei nach WEIR & COCKERHAM (1984) für jeweils ein Gebiet berechnet. Für die Genflußschätzung zwischen den Gebieten wurde die hierarchische F-Statistik nach WRIGHT (1978) angewendet. Für die Genflußschätzung nach NEI (1972) wurde m aus den genetischen Identitäten berechnet. Die Mittelwerte in Tab. 1 wurden aus den paarweisen Werten zwischen Populationen eines Gebietes (Haßberge, Mittelrheintal) bzw. zwischen Populationen unterschiedlicher Gebiete berechnet. Zur Berechnung von N_em wurden im Rahmen populationsökologischer Untersuchungen ermittelte Populationsgrößen N herangezogen (GOTTSCHALK, mündl. Mitt., sowie SCHMELLER 1995). Hierbei setzten wir näherungsweise N=N_e.

Tab. 1: Ergebnisse der Schätzung von N_em mit verschiedenen Methoden. Mit der Methode nach NEI (1972) kann nur die Migrationsrate m bestimmt werden. N_em wurde durch Multiplikation von m mit N unter der Annahme $N_e = N$ berechnet. In die Genflußschätzung zwischen Gebieten ging zusätzlich zu den Gebieten Haßberge und Mittelrheintal auch das Gebiet Hammelburg ein.

	Haßberge	**Mittelrhein**	**zwischen Gebieten**
N_em nach			
WRIGHT	3,37	5,07	2,49
NEI	0,10	0,24	0,06
SLATKIN	> 2,5	> 2,5	≅ 2,5
weitere Parameter			
mittl. gen. Identität I	0,9895	0,9898	0,9575
mittl. F_{ST}-Wert	0,069	0,047	0,091
mittl. Pop.größe N	532	1250	710

Diskussion

Bevor Genflußschätzungen im Kontext eines potentiell existierenden Populationsverbundes diskutiert werden können, muß ihre Aussagekraft kritisch hinterfragt werden. Eine indirekt über die räumliche Verteilung genetischer Varianten geschätzte Migrationsrate N_em berücksichtigt auch Geschehnisse, die zeitlich weit zurückliegen können. Diese Form der Genflußbestimmung stellt somit „ein Integral über Raum und Zeit" dar (DUNLEY & CROFT 1994, VEITH & SEITZ 1995). Bei früheren Massenwanderungen können sich z.B. die Individuen unterschiedlicher Populationen vermischt haben, während sie anschließend für mehrere Generationen nicht mehr migrierten. Der geschätzte Genfluß wird dann über sämtliche Generationen gemittelt, d.h. man errechnet auch für solche Generationen einen Genfluß, in denen *de facto* keiner stattgefunden hat. Wie gut dieses „Gedächtnis" funktioniert, hängt nicht zuletzt von der Stärke der genetischen Drift, d.h. von den lokalen Populationsgrößen ab.

Ferner kann ein doppelter Zusammenhang zwischen der Populationsgröße und der Anzahl migrierender Individuen bestehen. Einerseits ist bei großen Populationen auch bei konstanten Migrationsraten das Produkt N_em größer, andererseits kann die Migrationswahrscheinlichkeit gegenüber kleinen Populationen zusätzlich erhöht sein (dichteregulierte Migrationswahrscheinlichkeit; POETHKE, mündl. Mitt.). Für die von uns untersuchten Populationen liegen leider keine langjährigen Erhebungen zu Populationsgrößen vor. Es ist aber bekannt, daß Populationen von *P. albopunctata* sehr stark fluktuieren können (bis Faktor 10 in aufeinanderfolgenden Jahren; GOTTSCHALK mündl. Mitt.).

Die von uns über die Migrationsrate m (NEIsche Methode) geschätzten Migrantenzahlen weichen stark von den beiden anderen Werten ab (Tab. 1). Das NEIsche Migrationsmodell zeichnet sich durch einen wichtigen Unterschied zu den Grundannahmen des Inselmodells aus: NEI sieht nicht die genetische Drift als treibende Kraft der Differenzierung, sondern die Mutation. Dieses Modell sollte daher besser geeignet sein für Genflußschätzungen zwischen großen Po-

pulationen. Zudem geht die Mutationsrate μ in die Schätzung ein, über deren Höhe bei verschiedenen Arten und Umweltbedingungen noch wenig bekannt ist. Der von uns eingesetzte Wert wurde empirisch bei Fruchtfliegen (*Drosophila*) ermittelt und bezieht sich auf die Detektion neuer, elektrophoretisch nachweisbarer Allozymvarianten (z.B. FUTUYMA 1990, HARTL & CLARK 1989).
Unter der Annahme, daß sowohl die Mutationsrate als auch die eingesetzte effektive Populationsgröße realistisch sind, ergibt sich aus dem von uns geschätzten Wert von N_em = 0,10 in den Haßbergen ein F_{ST} von ca. 0,7. Ein solch hoher Wert würde jedoch für hochgradige Isolation zwischen den Subpopulationen sprechen, eine angesichts der gefundenen Allelfrequenzen unrealistische Annahme. Zieht man zudem in Betracht, daß die Annahme $N = N_e$ ebenfalls unrealistisch ist, da insbesondere bei stark fluktuierenden Insektenpopulationen $N_e \ll N$ ist (bei schnell wachsenden Populationen wird N_e maßgeblich durch die zwischenzeitlich kleinste effektive Populationsgröße bestimmt; siehe hierzu auch HARTL & CLARK 1989), läge ein aufgrund einer realistischeren effektiven Populationsgröße berechneter Wert für N_em noch niedriger, womit zwangsläufig F_{ST} noch näher an den Wert 1 heranrücken würde.

Zieht man die Genflußmodelle von NEI und WRIGHT in seine Überlegungen ein, so wird man feststellen, daß sie Grenzfälle darstellen. Das WRIGHTsche Modell überschätzt den Genfluß zwischen großen Populationen, weil die genetische Drift in diesen nicht mehr die dominierende Kraft für die genetische Diversität ist. Zudem führt die Verwendung von WEIR & COCKERHAMS (1984) θ ebenfalls zu einer systematischen Überschätzung von N_em. Das NEIsche Modell unterschätzt den Genfluß, wenn die Populationen nicht unendlich groß sind, da der Einfluß der Mutationsrate überschätzt wird. In der Natur wird keiner dieser Grenzfälle erreicht, sondern es wirken immer sowohl die Mutation, wie auch die genetische Drift, je nach Populationsgröße mit unterschiedlicher Bedeutung. Simulationsexperimente (SLATKIN & BARTON 1989, SLATKIN 1993) sowie unsere Überlegungen im voranstehenden Abschnitt legen jedoch nahe, daß eine Genflußschätzung über F_{ST} die realistischeren Werte liefert. Die Abschätzung von N_em mittels der graphischen Methode führt zu Ergebnissen, die den mit Hilfe der *F*-Statistik berechneten Werten vergleichbar sind.

Der Wert N_em, als „migrierende Individuen pro Generation" bezeichnet, ist kein exaktes Maß für die wanderenden Tiere, sondern ein Relativwert, der sich aus historischen und gegenwärtigen Ereignissen ergibt. N_em sollte in bezug auf gegenwärtige Migrationsbewegungen nicht überbewertet werden. Es empfiehlt sich daher, die Historie einer Art im untersuchten Landschaftsraum zu berücksichtigen, um zu geeigneten Schlußfolgerungen zu gelangen. Innerhalb eines Gebietes bieten Genflußschätzungen allerdings eine gute Vergleichsmöglichkeit zwischen Arten (vgl. VEITH *et al.* 1996).

Danksagung

Dieses Projekt wurde aus Mitteln des BMBF (Fördernummer 0339519A) finanziert.

Verfasser:
Dirk Schmeller
Dr. Michael Veith
Prof. Dr. Alfred Seitz
AG Populationsbiologie
Institut f. Zoologie
Universität Mainz
Saarstraße 21
55099 Mainz

Literatur

BARTON, N. H., HALLIDAY, R. B. & G. M. HEWITT (1983): Rare electrophoretic variants in a hybrid zone. - Heredity 50: 139-146.

DUNLEY, J. E. & CROFT, B. A. (1994): Gene flow measured by allozymic analysis in pesticide resistant *Typhlodromus pyri* occuring within and near apple orchards. - Exp. Appl. Acarology 18: 201-11.

FUTUYMA, D. J. (1990): Evolutionsbiologie. - Birkhäuser, Basel.

GILPIN, M. E. & M. E. SOULÉ (1986): Minimum viable populations: processes of species extinction. - In: Soulé, M. E. (ed.): Conservation biology - the science of scarcity and diversity. - Sinauer, Sunderland, Massachusetts, pp. 19-34.

HARTL, D. L. & CLARK, A. G. (1989): Principles of population genetics, 2. Auflage. - Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts.

HENLE, K. (1994): Naturschutzpraxis, Naturschutztheorie und theoretische Ökologie. - Z. Ökol. Naturschutz 3: 139-153.

KIMURA, M. & CROW, J. F. (1964): The number of alleles that can be maintained in a finite population. - Genetics 49: 725-738.

NEI, M. (1972): Genetic distance between populations. - Am. Nat. 106: 283-293.

POETHKE, H.J., GOTTSCHALK, E., SEITZ, A. (1996, im Druck): Gefährdungsanalyse einer räumlich strukturierten Population der Westlichen Beißschrecke (*Platycleis albopunctata*): Ein Beispiel für den Einsatz des Metapopulationskonzeptes im Artenschutz, Zeitschrift f. Ökologie und Naturschutz 5.

SCHMELLER, D. (1995): Genetische Untersuchung der Populationsstruktur der Heuschreckenart *Platycleis albopunctata* (GOEZE, 1778) unter Berücksichtigung verschiedener Umweltparameter. - Unveröffentlichte Diplomarbeit am Fachbereich Zoologie der Universität Mainz.

SLATKIN, M. (1981): Estimating levels of gene flow in natural populations. - Genetics 99: 323-335.

SLATKIN, M. (1985): Rare allels as indicators of gene flow. - Evolution 39: 53-65.

SLATKIN, M. (1987): Gene flow and the geographic structure of natural populations. - Science 236: 787-792.

SLATKIN, M. & BARTON, N.H. (1989): A comparison of three indirect methods for estimating average levels of gene flow, Evolution, 43 (7): 1349-1368.

SLATKIN, M. & VOELM, L. (1991): F_{ST} in a hierarchial island model. - Genetics 127: 627-629.

VEITH, M. & SEITZ, A. (1995): Anwendungsmöglichkeiten der Populationsgenetik für den Artenschutz. - Verh. Ges. Ökol. 24: 219-226.

VEITH, M., JOHANNESEN, J., NICKLAS-GÖRGEN, B., SCHMELLER, D., SCHWING, U. & A. SEITZ (1996, im Druck): Genetics of insect populations in fragmented landscapes.- In: SETTELE, J., MARGULES, C., POSCHLOD, P. & K. HENLE (Hrsg.): Species survival in fragmented landscapes. - Kluwer, Dodrecht.

WEIR, B. S. & COCKERHAM, C. C. (1984): Estimating *F*-statistics for the analysis of population structure. - Evolution 38: 1358-1370.

WEIR, B. S. & COCKERHAM, C. C. (1993): Estimation of gene flow from *F*-Statistics. - Evolution 47: 855-863.

WRIGHT, S. (1943): Isolation by distance. - Genetics 28: 139-156.

WRIGHT, S. (1951): The genetical structure of populations. - Ann. Eugenics 15: 323-354.

WRIGHT, S.(1978): Evolution and the genetics of populations. IV. Variability within and among populations. - Univ. Chicago Press, Chicago.